

Struttura ed architettura delle piastre di *Chiton olivaceus* Spengler (Polyplacophora, Mollusca)

Gian Franco LAGHI Franco RUSSO
Istituto di Paleontologia
Università di Modena

(manoscritto ricevuto il 12 giugno 1978)

RIASSUNTO — Sono state analizzate piastre di *Chiton olivaceus* Spengler sia attuali del Mediterraneo (Secche della Meloria, Livorno), sia fossili del giacimento tortoniano di Montegibbio (prov. di Modena).

È stata stabilita la natura aragonitica degli elementi scheletrici con l'analisi diffrattometrica delle polveri ed è stato eseguito lo studio istologico dello sclerotessuto sia al microscopio ottico, sia al SEM.

È stata riconosciuta una successione di 7 strati caratterizzati da « strutture » (sensu Mac Clintock, 1967) diverse riconducibili ai seguenti tipi fondamentali: omogenea (sensu Boggild, 1930), trabecolare (sensu Ogilvie, 1896), lamellare incrociata (sensu Mac Clintock, 1967).

Gli strati suddetti corrispondono solamente in parte a quelli indicati dagli Autori.

Abbiamo localizzato un myostracum palaleale e myostraca relativi ad altri muscoli.

Non risultano, infine, differenze morfologico-strutturali tra i campioni fossili e quelli attuali qui esaminati.

ABSTRACT — [Shell structure and architecture of valves of *Chiton olivaceus* Spengler]. — Both recent valves of *Chiton olivaceus* Spengler from the Mediterranean sea (Secche della Meloria, Livorno, Italy) and fossil valves from the Tortonian outcrop of Montegibbio (Modena, Italy) were studied.

X-ray diffraction analysis show that the valves consist of pure aragonite.

The shell histology was studied using light microscopy and scanning electron microscopy of polished and etched sections and fracture surface. The valve architecture was found to be composed of a series of layers and sublayers.

Each shell layer of a sequence is characterized, *stricto sensu*, by a different structure (sensu Mac Clintock, 1967, p. 37): a particular arrangement of aragonitic crystal aggregates.

We disregarded the periostracum, a very thin organic sheet of negligible paleontological importance.

The outer pigmented Layer A, tegmentum auctorum, is characterized by canals of aesthetes, which become polyfurcate close to the outer surface. This layer shows an homogeneous structure (sensu Boggild, 1930, p. 245) in the outer side and a trabecular structure (sensu Ogilvie, 1896) in the inner side. Here, in the middle of the valve (jugum), jugal joists (« Jugalbalken » of Bergenhayn, 1930, p. 29), having a trabecular structure, are located. Homogeneous tegmentum encloses the joists.

Layer B, which probably corresponds to Bergenhayn's mesostracum, consists of two sublayers both with crossed lamellar structure (Mac Clintock, 1967, p. 18). A flaking plane, showing a line of pores, separates the sublayers.

Layers C, articulamentum auctorum, is separated into symmetrical sectors corresponding to sutural plates, to insertion plates and perhaps to jugal joists. The structure of the articulamentum is of the trabecular type. This pattern is more evident and regular in ctenidial lamellae which make up the teeth of the insertion plates.

The thin Layer D shows a crossed lamellar structure; this layer joins the Layer B along the boundary pleural areas-jugum and along the posterior edge of the lateral areas. Because of its position, Layer B+D is explained here as palaleal myostracum. Layer F, hypostracum auctorum, is very prominent and has an open V-shape on the ventral surface of the valves.

This layer, more thick in the central area because of the way of growth, shows a crossed lamellar structure (Mac Clintock, 1967). It consists of tiny elongate crystallites (third-order lamellae of thickness 0,3 μ), arranged, parallel to each other, in sheets (second-order lamellae) which are in turn organized into larger units called first-order lamellae (about 3 μ thick). In adjacent lamellae the morphological alignment of crystallites differs by about 130°.

In the impressions of the lateropodal and transverse muscles there are symmetrical calcareous deposits (Layer E and G), showing an homogeneous structure.

The recent and fossil specimens examined show the same structures and architecture.

KEY WORDS — Mollusca (Chitons), Cainozoic, Shell structure.

INTRODUZIONE

Chiton olivaceus Spengler è conosciuta dal Miocene fino all'Attuale. La sua distribuzione è attualmente limitata al mar Mediterraneo ed alle coste atlantiche europee, mentre nel Miocene il suo areale era più esteso (Šulc, 1934; Baluk, 1965 e 1971; Marinescu, 1964; Stancu & Andreescu, 1968). Alle forme mioceniche furono dati nomi specifici diversi; in particolare, una di queste forme era conosciuta, nel giacimento tortoniano di Montegibbio, come *Chiton miocenicus* Michelotti (Doderlein, 1862).

Alcuni Autori hanno considerato queste forme fossili come antenati, altri come sinonimi di *Chiton olivaceus* vivente nel Mediterraneo.

Abbiamo ritenuto che questo problema potesse trovare soluzione confrontando le strutture di *Chiton olivaceus* con quelle di esemplari fossili di Montegibbio.

La struttura delle piastre di *Chiton olivaceus* Spengler è parzialmente nota attraverso notizie che si trovano disperse in lavori generali sulle strutture dei Polyplacophora. Ciò costituisce, a nostro avviso, un limite, in quanto illustrazioni eccellenti, ma limitate a qualche particolare comportano una difficile interpretazione delle immagini ed una difficile ricostruzione topologica delle strutture, soprattutto perché le illustrazioni si riferiscono ad un gruppo di organismi la cui architettura è varia, complessa e non sempre ben nota. In generale, la precedente osservazione è valida per moltissimi lavori relativi ad altri gruppi sistematici.

E' per queste ragioni che il nostro studio si è limitato alla analisi completa di un'unica specie. In *Chiton olivaceus*, infatti, riteniamo che siano rappresentate e sviluppate tutte le strutture tipiche della classe. Ci proponiamo pertanto di illustrarne le strutture degli strati conchigliari e le relazioni di queste con la morfologia della conchiglia.

Notizie sulle strutture dei Polyplacophora si possono ricavare (fide Bergenhayn, 1930; Hyman, 1967) dai lavori di Thiele (1893), Plate (1898; 1902), von Knorre (1925) e altri. Un importante lavoro, che tuttavia dà maggior peso all'architettura, è quello di Bergenhayn del 1930. Cenni sono riportati anche da Boggild (1930) ed Oberling (1964). Recentemente Hass (1972) ha studiato la struttura dei Polyplacophora con l'ausilio del microscopio elettronico a scansione. Gli Autori suddetti hanno constatato che le piastre dei Polyplacophora sono costituite dai seguenti strati: *periostracum*, *tegumentum*, *mesostracum*, *articulamentum* ed *hypostracum*. La loro omologia con gli strati della conchiglia degli altri molluschi non è stata ancora chiaramente stabilita.

Il *periostracum* è un sottile strato di sostanza or-

ganica che si perde con la fossilizzazione. Il *mesostracum* e l'*articulamentum* non sempre sono presenti, tuttavia sarebbero contemporaneamente presenti in *Chiton olivaceus*. I principali caratteri architettureali e strutturali degli strati più importanti risultano dalla letteratura come segue.

Tegumentum — È lo strato calcareo più esterno di ogni piastra. Nello spessore dello strato sono stati riconosciuti (fide Hyman, 1967) dei sottostrati: von Knorre (1925) ne distinse due, Plate (1898; 1902) ne distinse quattro.

Gray (1848: fide Hyman, 1967) osservò, nella parte più interna dello strato, un sottostrato percorso da canali con andamento orizzontale. Probabilmente questi canali corrispondono al primo tratto dei canali dei peduncoli degli *aesthetes* (prolungamenti epiteliali recanti organi di senso) che attraversano tutto lo spessore dello strato. Questi canali hanno origine nel margine della piastra: infatti, il *tegumentum*, come il *periostracum*, si accresce marginalmente. Dopo un primo tratto parallelo alle superfici di strato, si incurvano con andamento normale ad esse, diventando poliforcati in vicinanza della superficie esterna dove emergono, così che essa risulta tutta crivellata di pori, come per primo notò Marshall (1869: fide Hyman, 1967). Il numero e la disposizione dei pori sarebbero variabili e caratteristici nelle diverse specie (Blumrich, 1891: fide Hyman, 1967). Per primo Mosley (1885: fide Hyman, 1967) osservò pori di due diverse dimensioni, micropori e macropori, corrispondenti rispettivamente ai microcanali e macrocanali contenenti i peduncoli degli *aesthetes*. Per quanto riguarda la struttura dipendente dall'organizzazione dei cristalli, Bergenhayn (1930) distinse nella parte esterna dello strato una struttura granulare e nella parte interna una struttura formata da fasci di fibre cristalline.

Secondo Haas (1972) la struttura sarebbe sferulitica nella parte esterna, mentre in quella interna vi sarebbe una struttura che richiamerebbe quella descritta da Bergenhayn.

Articulamentum — Le piastre dei Polyplacophora appartenenti all'ordine dei Neoloricata sono articolate fra loro e generalmente fissate al mantello per mezzo dell'*articulamentum*. Questo strato sporge più o meno rispetto agli altri formando due lamine suturali o apofisi nel margine anteriore delle piastre II-VIII ed ai lati, lamine d'inserzione continue o incise a formare denti lisci o pettinati, in tutte le otto piastre. Quando le lamine d'inserzione sono incise, vi è un solco radiale, visibile dal lato ventrale, che va da ciascuna incisione fino all'apice della piastra. Tale solco è spesso associato ad una fila di pori.

Nella regione iugale l'*articulamentum* può mancare, oppure può essere costituito da « travi iugali »

(« Jugalbalken » di Bergenhayn, 1930, p. 29) le cui estremità sono visibili in corrispondenza del seno iugale, oppure può formare una « placca iugale » (« Jugalplatte » di Bergenhayn).

Questo strato, come il *tegmentum*, si accresce marginalmente. Secondo Bergenhayn (1930) la disposizione dei cristalli in questo strato darebbe luogo ad una struttura di tipo « pennato » (« Federstruktur »). Haas (1972) dà una interpretazione strutturale analoga.

Hypostracum — Strato poggianti sul mantello e secreto da tutta la superficie superiore di questo. In relazione alla sua genesi ha quindi uno spessore molto maggiore al centro, sotto l'area iugale.

Secondo von Knorre (1925; *vide* Bergenhayn, 1930) lo strato è costituito da una zona mediana e da placche basali laterali. Secondo Bergenhayn avreb-

be una duplice origine. Egli, inoltre, descrisse le immagini ottiche della struttura dandone uno schema interpretativo (Bergenhayn, 1930, Taf. 2, Fig. 12).

Haas (1972) descrisse un « *P. hypostracum* », dove *P.* sta per Polyplacophora, ad indicare una dubbia omologia con l'*hypostracum* degli altri Molluschi. Per quest'Autore la struttura del *P. hypostracum* sarebbe di tipo lamellare incrociato.

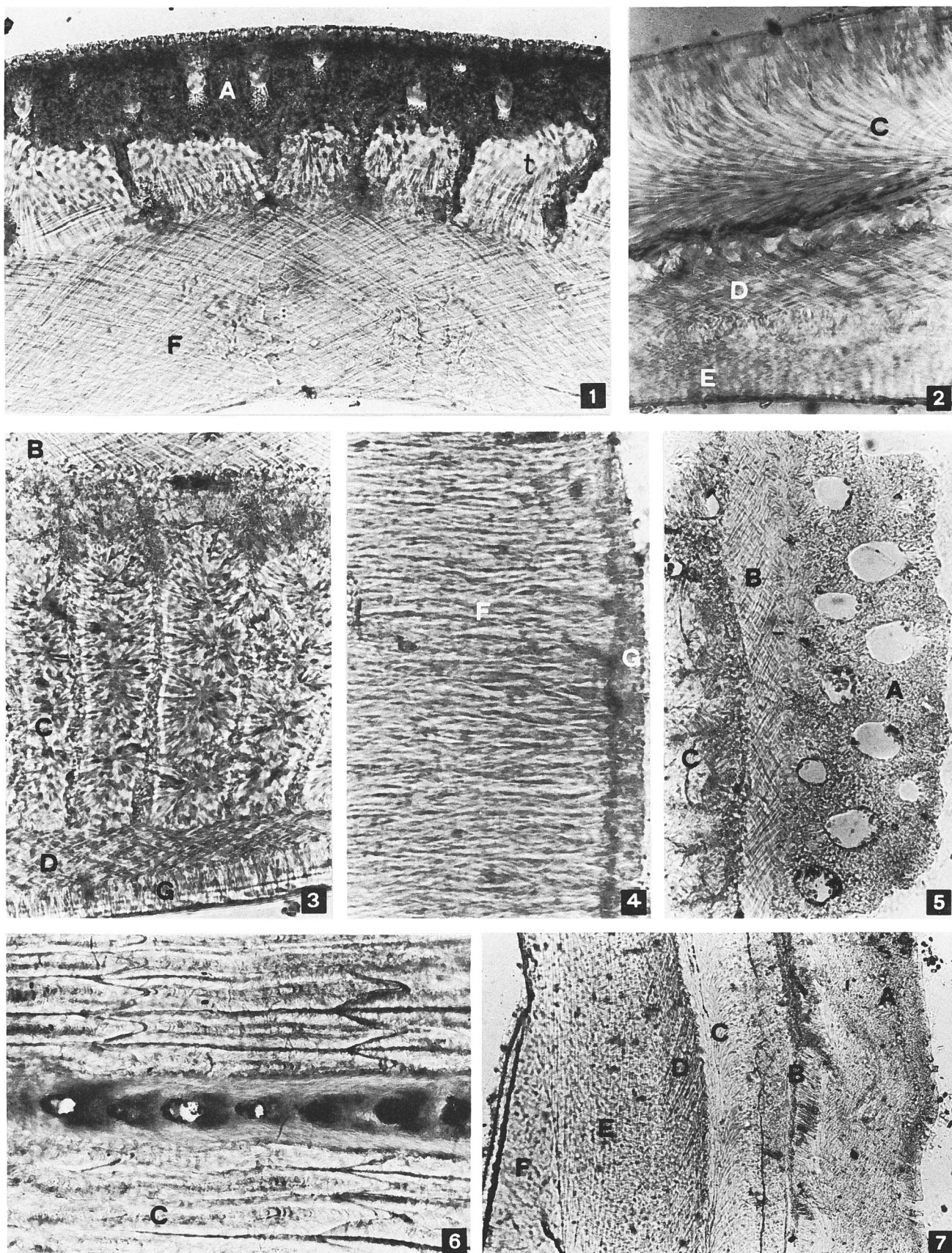
RINGRAZIAMENTI

Ci è gradito esprimere il più vivo ringraziamento alla Sig.a Prof. E. Montanaro Gallitelli per la lettura critica del manoscritto ed al Prof. E. Serpagli per i numerosi consigli.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 1

- Fig. 1 - Piastra intermedia di *Chiton olivaceus* Spengler attuale. Sezione trasversale attraverso lo *jugum*. Strato A (*tegmentum*) pigmentato: sono visibili pori degli *aesthetes*; t: sezioni trasversali dei travi iugali; F: strato con struttura lamellare incrociata vista lungo l'asse *w* di orientazione delle lamelle del primo ordine. x 200.
- Intermediate valve of a recent *Chiton olivaceus* Spengler. Transverse section across *jugum*. Layer A (*tegmentum*) pigmented showing canals of *aesthetes*; t: transverse sections through the « jugal joists »; layer F showing a crossed lamellar structure: as seen along the *w* axis of orientation of the first-order lamellae. x 200.
- Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Parte intermedia della sezione di una lamina suturale. Struttura trabecolare dello strato C (*articulamentum*); D, E: *myostraca*. x 375.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Intermediate part of the section across a sutural plate. Trabecular structure of layer C (*articulamentum*); D, E: *myostraca*. x 375.
- Fig. 3 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Sezione attraverso la lamina d'inserzione mostrante le lamelle ctenidiali (strato C) con struttura trabecolare. B, D: *myostracum palleale* a struttura lamellare incrociata vista secondo l'asse *w*. G: *myostracum* muscolare. x 375.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section across the insertion plate showing « ctenidial lamellae » (Layer C) and their trabecular structure. B, D: crossed lamellar structure of the *myostracum palleale* as seen along the *w* axis. G: muscular *myostracum*. x 375.
- Fig. 4 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Struttura lamellare incrociata dello strato F vista secondo l'asse *l*: è visibile lo spessore delle lamelle del primo ordine ($\approx 3 \mu$). G: *myostracum* muscolare. x 375.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Crossed lamellar structure of layer F (V-shaped layer) seen along the *l* axis; the thickness of first-order lamella is visible (about 3μ). G: muscular *myostracum*. x 375.
- Fig. 5 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale attraverso l'area laterale. Strato A (*tegmentum*) a struttura omogenea, attraversato da pori degli *aesthetes*. Strato B (25μ circa di spessore) con struttura lamellare incrociata vista lungo l'asse *w*. È parzialmente visibile anche lo strato C. x 250.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section across lateral area. Layer A (*tegmentum*) showing an homogeneous structure and pores of *aesthetes*. Crossed lamellar structure of layer B (25μ thick), seen along the *w* axis. Layer C is partially visible. x 250.
- Fig. 6 - Piastra intermedia di esemplare fossile. Sezione tangenziale dello strato C in corrispondenza della lamina d'inserzione. Si vedono le lamelle ctenidiali con struttura trabecolare ed i pori del solco radiale contornati da *myostracum palleale*. x 160.
- Intermediate valve of a fossil specimen. Section parallel to the surface. Section of layer C in the insertion plate. Ctenidial lamellae showing trabecular structure and pores of the radial groove surrounded by *myostracum palleale*. x 160.
- Fig. 7 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale in cui sono visibili tutti gli strati. E: *myostracum* dei muscoli latero-pedali ed obliqui. x 160.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section showing all the shell layers. E: *myostracum* of the latero-pedal and oblique muscles. x 160.

Tutte le fotografie sono state eseguite al microscopio polarizzatore (Ortoplan-Leitz).
All micrographs taken with an optical microscope (Ortoplan-Leitz).



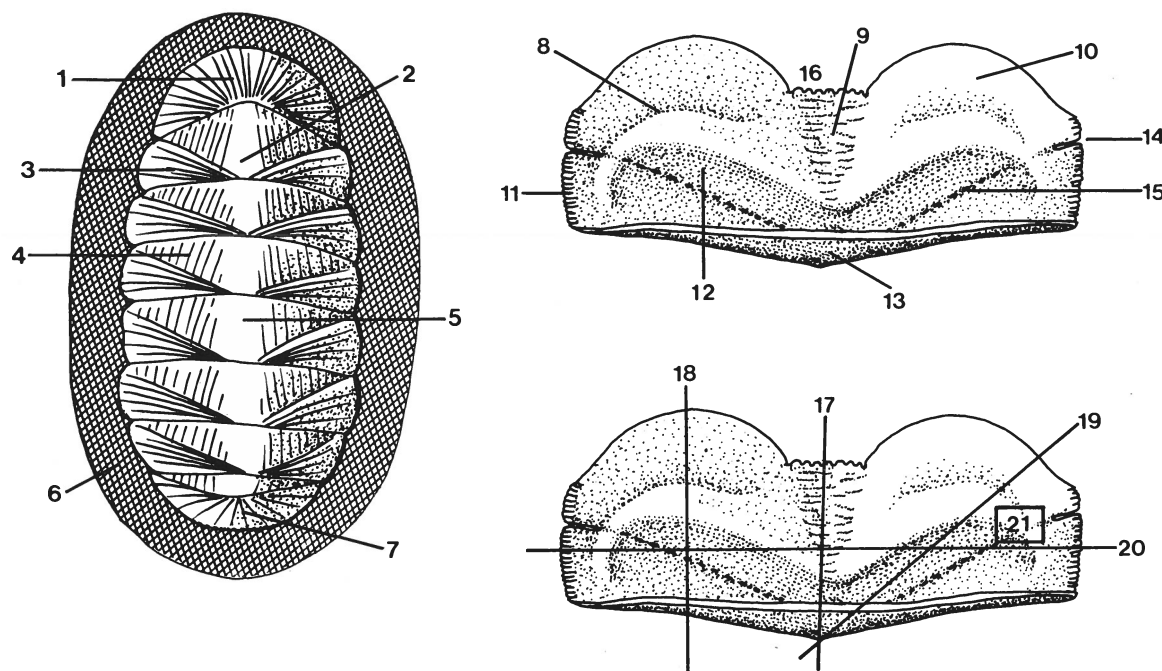


Fig. 1 - Morfologia di *Chiton olivaceus* Spengler.

1-7: veduta dorsale di un esemplare vivente.

1: area anteriore del *tegmentum*, 2: *jugum*, 3: area laterale del *tegmentum*, 4: area pleurale del *tegmentum*, 5: area mediana del *tegmentum*, 6: perinoto ricoperto da scaglie, 7: area posteriore del *tegmentum*;

8-16: superficie ventrale di una piastra intermedia.

8: zona d'inserzione dei muscoli latero-pedali ed obliqui, 9: campo iugale, 10: lamine suturali o apofisi, 11: lamina d'inserzione e dente d'inserzione pettinato, 12: zona d'inserzione dei muscoli trasversi e latero-pedali, 13: area apicale, 14: incisione laterale, 15: sutura e solco radiale perforato, 16: seno iugale.

17-21: Traccia delle sezioni.

17: longitudinale sagittale, 18: longitudinale esagittale, 19: radiale, 20: trasversale, 21: tangenziale.

- Morphology of the *Chiton olivaceus* Spengler.

1-7: Dorsal view of a complete shell of a living specimen.

1: anterior area of the *tegmentum*, 2: *jugum*, 3: lateral area of the *tegmentum*, 4: pleural area of the *tegmentum*, 5: central area of the *tegmentum*, 6: *perinotum* covered with scales, 7: posterior area of the *tegmentum*.

8-16: Ventral surface of an intermediate valve.

8: impressions of the latero-pedal and oblique muscles, 9: median perforated area under the *jugum*, 10: sutural lamina or apophysis plate, 11: insertion plate and pectinated insertion tooth, 12: impressions of the transverse and latero-pedal muscles, 13: apical area, 14: lateral slit, 15: suture and perforated radial groove, 16: jugal sinus.

17-21: Direction of the section.

17: sagittal, 18: exsagittal, 19: radial, 20: transversal, 21: parallel to the surface.

Desideriamo, inoltre, ringraziare la Dott. Daria Pongiluppi dell'Istituto di Mineralogia e Petrologia dell'Università di Modena, per avere eseguito gli esami diffrattometrici.

Il sig. G. Leonardi ha curato la parte grafica.

Il lavoro è stato eseguito con il contributo della Università di Modena (fondi per attività di ricerca, cap. 19/3, a.a. 1977-78).

MATERIALI E METODI

Sono state esaminate 18 piastre intermedie ed una anteriore di *Chiton olivaceus* Spengler, vivente nel

Mediterraneo (Secche della Meloria, Livorno, Italia) e 5 piastre intermedie provenienti dal giacimento miocenico di Montegibbio (Modena, Italia), attribuite alla medesima specie da Laghi (1977) su osservazioni puramente morfologiche.

I campioni sono stati studiati e fotografati sia al microscopio da mineralogia, sia al microscopio elettronico a scansione. Gli esami ottici sono stati eseguiti su sezioni sottili orientate, con un microscopio Leitz Ortoplan Pol, quelli al SEM su superfici fresche di frattura o su sezioni lucide attaccate con HCl al 5% per 30 secondi.

Nell'analisi di *Chiton olivaceus* vivente abbiamo trascurato il *periostracum* di sostanza organica.

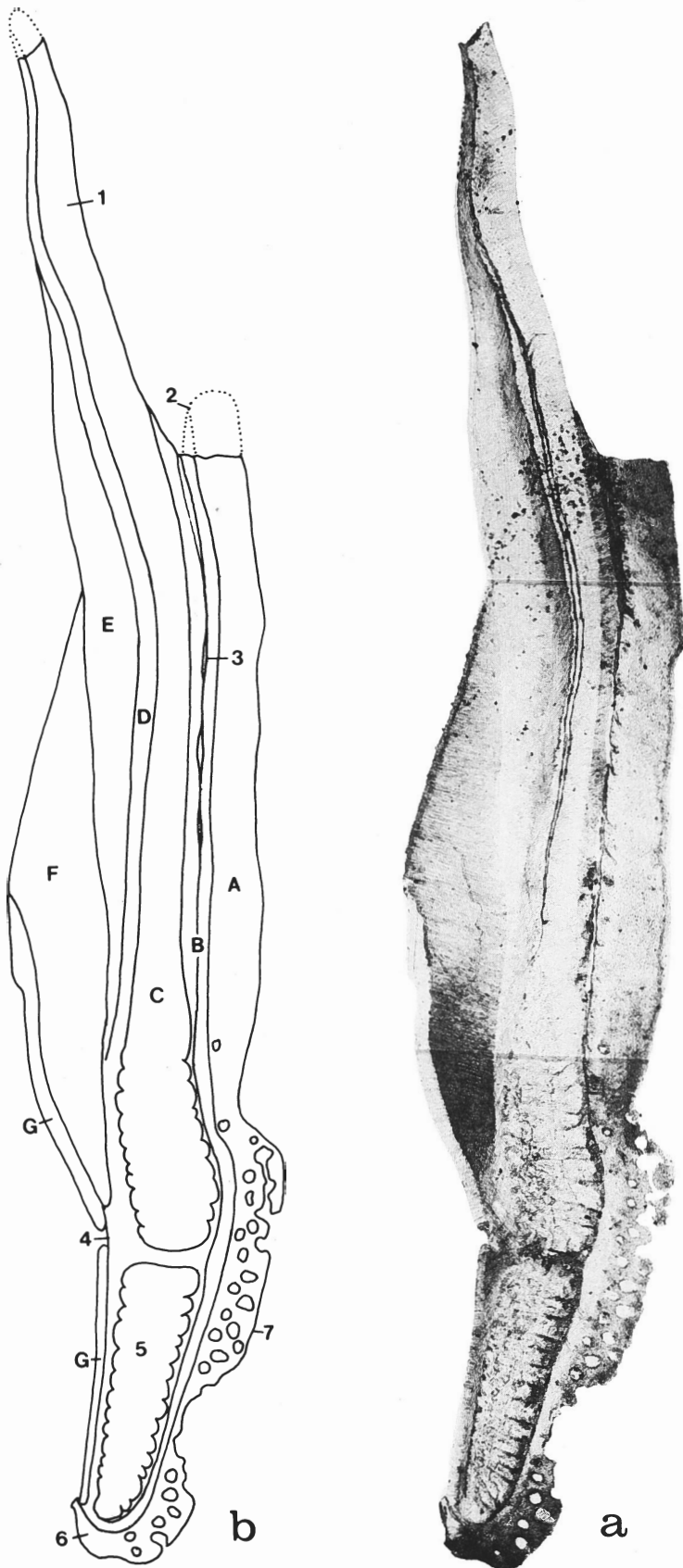


Fig. 2 - a: sezione longitudinale esagitale di una piastra intermedia di *Chiton olivaceus* Spengler attuale. x 60.

b: diagramma interpretativo della sequenza di strati visibili in fig. 2a. 1: lamina suturale; 2: sporgenza del *tegmentum*; 3: pori dei canali paralleli alla superficie dorsale; 4: poro del solco radiale; 5: dente d'inserzione al perinoto; 6: area apicale; 7: area laterale; A: *tegmentum*; B, D: *myostracum palaleale*; C: *articulamentum*; E: *myostracum musculorum*; F: *hypostracum*; G: *myostracum muscoli transversi*.

— a: exagittal section of a intermediate valve of a recent *Chiton olivaceus* Spengler. b: schematic drawing showing the outlines of the shell layers of fig. 2a. 1: sutural plate; 2: eaves; 3: pores of canals parallel to the dorsal surface; 4: pore of radial groove; 5: insertion tooth; 6: apical area; 7: lateral area; A: *tegmentum*; B, D: *myostracum palaleale*; C: *articulamentum*; E: *myostracum musculorum*; F: *hypostracum*; G: *myostracum muscoli transversi*.

La natura aragonitica, già osservata nei Polyplacophora da Cornish e Kendall (1888; *vide* Boggild, 1930, p. 68), sia delle piastre provenienti dal Mediterraneo, sia di quelle del giacimento di Montegibbio è stata qui confermata con il metodo diffrattometrico delle polveri (analisi eseguite dalla dr. D. Pongiluppi nell'Istituto di Mineralogia e Petrologia dell'Università di Modena).

TERMINOLOGIA

Morfologia — Abbiamo riunito nella fig. 1 i principali termini qui usati, relativi alla morfologia di *Chiton olivaceus* Spengler ed all'orientamento delle sezioni effettuate.

Struttura e strati della conchiglia — Si adotta qui il termine di « struttura » in senso stretto (« shell structure » di Mac Clintock, 1967, p. 37), cioè riferito solamente alla disposizione dei cristalli o degli aggregati cristallini, mentre con il termine « architettura » s'intendono l'andamento e le relazioni esistenti fra i diversi strati che si incontrano nello spessore del guscio. Talvolta i suddetti caratteri architettonici sono stati da alcuni Autori compresi, impropriamente, nel termine « struttura » in senso lato. Tali Autori usano il termine « ultrastruttura » nel senso in cui noi usiamo quello di « struttura ».

Strati e sottostrati della conchiglia — Ciascuno strato conchigliare di una sequenza è caratterizzato o da una struttura differente da quella degli strati adiacenti o, dove la struttura è simile, dal fatto che gli elementi strutturali maggiori di uno strato sono ruotati di circa 90° rispetto a quelli degli strati adiacenti (Mac Clintock, 1967, p. 37).

Alcuni strati conchigliari sono caratterizzati da sottostrati nei quali la struttura tipica dello strato subisce variazioni anche in relazione a cambiamenti nella microarchitettura della piastra. Tali variazioni

strutturali possono avvenire sia nello spessore di uno strato, sia nel senso delle sue dimensioni maggiori.

OSSERVAZIONI AL MICROSCOPIO

Sono state studiate 12 sezioni sottili, 6 sezioni lucide attaccate con acido e 5 superfici di frattura fresca. Tali osservazioni, effettuate prevalentemente su sezioni trasversali (9) e longitudinali esagittali, ci hanno permesso di distinguere — escludendo il *periostracum* di nessuna importanza paleontologica — sette strati più o meno estesi, che abbiamo contraddistinto con le prime lettere maiuscole dell'alfabeto latino, a cominciare dal lato dorsale della piastra (figg. 2 e 4 nel testo; tav. 2, figg. 1 e 2).

Strato A — Sul lato dorsale delle piastre s'incontra uno strato di colore scuro, il cui margine posteriore si ripiega sulla faccia ventrale delle piastre I-VII, costituendo l'area apicale. Lo spessore dello strato è attraversato dai canali dei peduncoli degli *aesthetes* che perforano fittamente la faccia dorsale dello strato (vedi: Introduzione). A seconda del diametro di 5 μ o di 20 μ , si distinguono rispettivamente microcanali e micropori, macrocanali e macropori (tav. 2, figg. 1 e 2; tav. 4, figg. 1 e 2).

La struttura dello strato A è omogenea (*sensu* Boggild, 1930), formata cioè da microcristalli irregolari del diametro dell'ordine di 1 μ : Questa struttura è difficilmente risolvibile al microscopio ottico. Alla base dello strato (tav. 4, fig. 5) la struttura appare di tipo trabecolare (*sensu* Ogilvie, 1896). Tale struttura si differenzia notevolmente da quella del resto dello strato, determinando un sottile sottostrato dello spessore di circa 20 μ .

Strato B — In realtà si tratta di due unità architettoniche equipollenti, separate da un netto piano di facile distacco (tav. 3, fig. 1; fig. 2 nel testo). Sono caratterizzate entrambe da una struttura di tipo lamellare incrociato (*sensu* Mac Clintock, 1967) con

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 2

Fig. 1 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagittale. Frattura fresca. Fotomontaggio di microfotografie al SEM, mostrante la successione degli strati su tutta la sezione. x 95.

- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. SEM photo-montage showing shell layers over all of the section. x 95.

Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale esagittale. Frattura fresca. Fotomontaggio di microfotografie al SEM mostrante la successione degli strati su tutta la sezione. x 85.

- Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. SEM photo-montage showing shell layers over all of the section. x 85.

Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.
All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.





lamelle diversamente orientate nello spazio (fig. 5 nel testo). Solo in qualche caso nelle due unità i maggiori elementi della struttura appaiono ruotati di 90° fra loro: perciò, preferiamo parlare di due sottostrati, B' e B'', invece che di due strati distinti (vedi: Terminologia).

Lungo la traccia del piano che separa i due sottostrati — sia in sezione longitudinale esagittale, sia trasversale eccettuata la zona iugale — è allineata una serie di pori-canali aventi un diametro medio paragonabile a quello dei macropori degli *aesthetes* (20 μ circa).

La struttura dello strato B presenta, al microscopio ottico, una immagine diversa a seconda di come il piano della sezione taglia gli assi di orientazione della struttura. Abbiamo osservato due tipi di immagini ottiche: un reticolo a maglie rombiche (tav. 1, figg. 1 e 5) ed un'immagine formata da bande alternativamente chiare e scure (tav. 1, fig. 7). In sezione trasversale si vede costantemente il reticolo a maglie rombiche, mentre in sezione longitudinale esagittale, tale reticolo è visibile soltanto nella parte posteriore della piastra (tav. 1, fig. 5).

Immagine simili, naturalmente date dall'assetto dei cristalliti formanti la struttura e non dalle loro proprietà ottiche, sono visibili al SEM (tav. 3, fig. 1; tav. 5, figg. 1 e 3).

Strato C — La distribuzione areale di questo strato è mostrata nella fig. 3 nel testo. Esso è, come si vede, nella specie *Chiton olivaceus*, presente in tutta la piastra, anche se con sottili discontinuità lungo linee radiali nelle zone laterali e iugale, come si può osservare nelle sezioni longitudinali esagittali (figg. 2 e 4 nel testo; tav. 1, figg. 2 e 3, tav. 2, figg. 1 e 2), tangenziali (tav. 1, fig. 6) e trasversali (tav. 1, fig. 1).

La struttura dello strato C è di tipo trabecolare, caratterizzata da ciuffi di fibre cristalline aragonitiche che si irradiano da un asse centrale con angolo pressoché costante (circa 35°), mostrando in sezione longitudinale il caratteristico andamento « pennato ». In corrispondenza delle lamine suturali, in sezione longitudinale esagittale, la struttura si sviluppa come un'unica trabecola nel senso della lunghezza complessiva della conchiglia; mentre, in sezione trasversale, la struttura si osserva con difficoltà.

In corrispondenza dello *jugum*, in sezione trasversale (tav. 1, fig. 1; tav. 6, figg. 2 e 4), sono chiaramente visibili i « travi iugali » aventi la tipica struttura di questo strato. Essi sono quasi completamente circondati da tessuto dello strato A.

In corrispondenza dei denti delle lamine d'inserzione, la struttura si diversifica assumendo l'aspetto di una struttura trabecolare più regolare. In sezione tangenziale (tav. 1, fig. 6) si individuano chiaramente

le trabecole che corrispondono a ciascuna delle lamelle ctenidiali che compongono il dente dando ad esso il caratteristico aspetto « a pettine » (tav. 3, fig. 2). Si notino nella fig. 6 della tav. 1, le linee d'accrescimento con andamento « a zig zag ». In sezione longitudinale esagittale si vedono invece delle strutture che appaiono sferulitiche, corrispondenti a sezioni quasi normali delle trabecole. Tali strutture sono allineate in corrispondenza di ogni lamella ctenidiale (tav. 1, fig. 3).

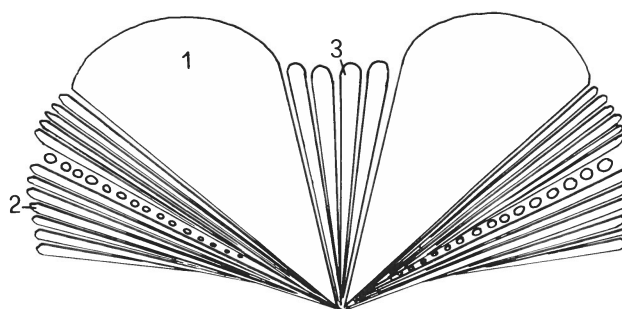


Fig. 3 - Disposizione schematica in settori simmetrici dello strato C (*articulamentum*) in una piastra intermedia di *Chiton olivaceus* Spengler.

1: lamine suturali; 2: lamina d'inserzione incisa ed attraversata dalla linea di pori del solco radiale; 3: travi iugali.

- Schematic arrangement of layer C (*articulamentum*) into symmetrical sectors within an intermediate valve of *Chiton olivaceus* Spengler.

1: sutural plates; 2: insertion plate cut and crossed by the line of pores of the radial groove; 3: jugal joists.

Strato D — Questo sottile strato si salda posteriormente allo strato B (o forse soltanto con il sottostrato B''), cosicché, insieme, essi avvolgono, dalla parte apicale, lo strato C. Un'ulteriore connessione fra gli strati B e D avviene nei pori, allineati lungo il solco radiale, che attraversano lo strato C (fig. 2 nel testo).

Lo strato D è caratterizzato da una struttura di tipo lamellare incrociato, che in sezione longitudinale esagittale mostra chiaramente e costantemente l'aspetto di un reticolo a maglie rombiche. Più difficile la sua individuazione in sezione trasversale, poiché esso ci appare sempre di colore scuro.

Strato E — In sezione longitudinale esagittale questo strato è limitato alla zona antero-mediana ed ha una forma circa lenticolare; mentre, in sezione trasversale, è chiaramente visibile soltanto in corrispondenza delle aree latero-pleurali (figg. 2 e 4 nel testo). Tale strato non è osservabile in tutte le sezioni aventi la medesima direzione.

La struttura di questo strato appare, al SEM, di tipo omogeneo; mentre, al microscopio ottico osserviamo un'immagine abbastanza uniforme ed intravediamo, in alcune zone, due ordini di linee fra loro ortogonali (fig. 2 nel testo; tav. 1, fig. 7).

Strato F — È visibile nella zona mediana della piastra sia in sezione longitudinale esagitale, sia trasversale (fig. 2 nel testo; tav. 2, figg. 1 e 2) e la

sua distribuzione areale costituisce, come risulta dalla fig. 4 nel testo, due rilievi diagonali concorrenti nell'apice a formare una V molto aperta sulla faccia ventrale della piastra. Questa V ha presumibilmente una funzione di rinforzo.

La struttura di questo strato è di tipo lamellare incrociato. In sezione longitudinale esagitale lo strato appare ben individuato ed è caratterizzato, al microscopio ottico, dall'alternanza di bande chiare e scu-

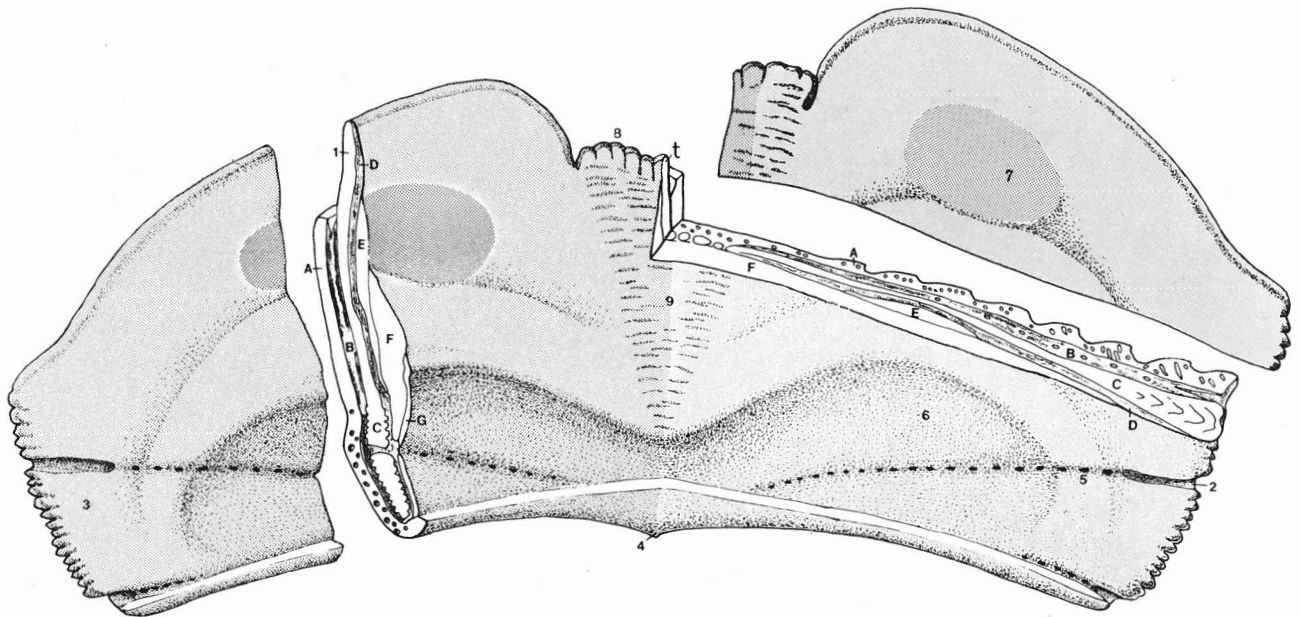


Fig. 4 - Disegno schematico di una piastra intermedia di *Chiton olivaceus* Spengler in visione ventrale, mostrandone la disposizione degli strati conchigliari.

A: tegmentum; B, D: myostracum palleale (in colore scuro); C: articulamentum; E: myostracum musclicorum; F: hypostracum; G: myostracum musclicum transversum; 1: lamina suturale; 2: incisione laterale; 3: lamina d'inserzione; 4: apice, area apicale; 5: solco radiale perforato; 6: area d'inserzione del muscolo trasverso; 7: area d'inserzione dei muscoli obliqui e latero-pedale; 8: seno iugale; 9: campo iugale; t: trave iugale.

- Schematic drawing of an intermediate valve of *Chiton olivaceus* Spengler, ventral view, showing arrangement of shell layers.

A: tegmentum; B, D: myostracum palleale; C: articulamentum; E: myostracum musclicorum; F: hypostracum; G: myostracum musclicum transversum; 1: sutural plate; 2: lateral slit; 3: insertion plate; 4: mucro, apical area; 5: perforated radial groove; 6: impression of musclicum transversum; 7: impressions of the lateropodal and oblique muscles; 8: jugal sinus; 9: area under the jugum; t: jugal joist.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 3

Fig. 1 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Fotomontaggio di microfotografie al SEM, mostrandone la successione degli strati. x 470.

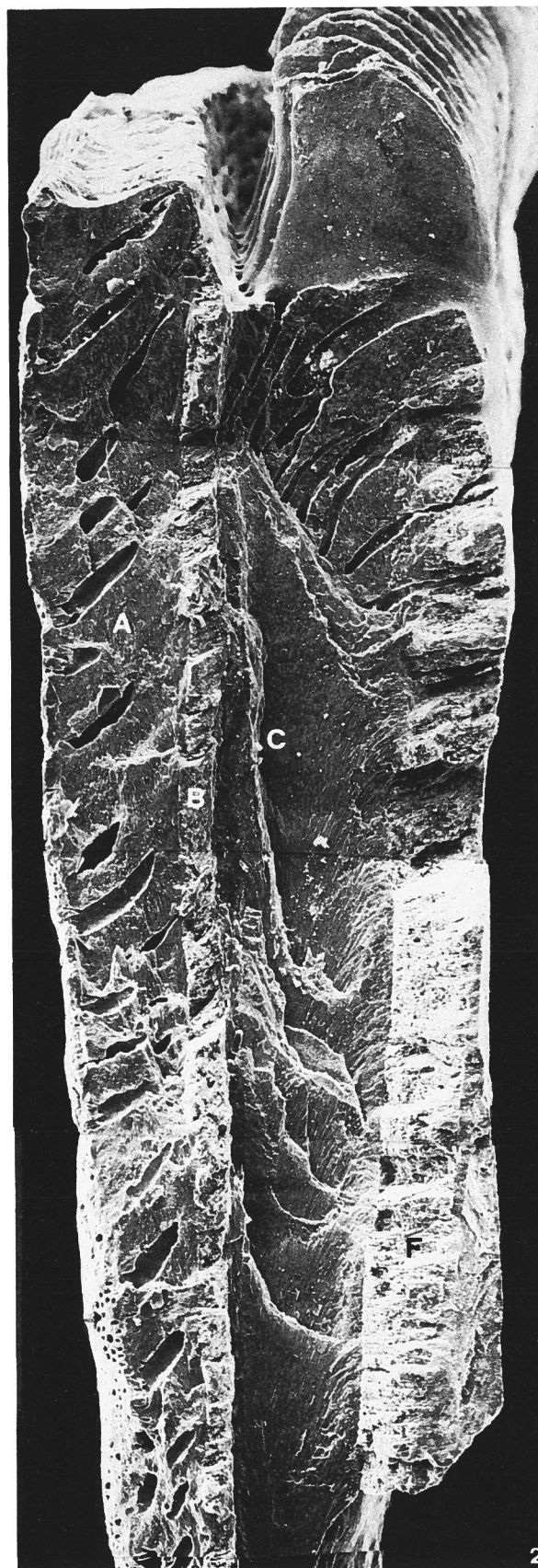
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. SEM photo-montage showing shell layers. x 470.

Fig. 2 - Piastra anteriore di un esemplare attuale. Sezione radiale. Frattura fresca. Fotomontaggio di microfotografie al SEM mostrandone la successione degli strati e le lamelle ctenidiali di un dente della lamina d'inserzione. x 110.

- Anterior valve of a living specimen. Radial section. Fresh fracture surface. SEM photo-montage showing shell layers and ctenidial lamellae of an insertion tooth. x 110.

Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.

All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.



re dello spessore di 2-3 μ , normali alla superficie ventrale della piastra (tav. 1, fig. 4). Tali bande sono irregolari ed hanno un andamento dendritico. Invece, in sezione trasversale esso appare con la caratteristica immagine di un reticolo a maglie rombiche (tav. 1, fig. 1).

Immagini con interpretazione strutturale analoga a quelle ottiche, ma strettamente legate alla morfologia di frattura, sono osservabili al SEM (tav. 7). Tali immagini ci hanno permesso di misurare il diametro dei cristalliti che è mediamente di 0,3 μ .

Strato G — In sezione longitudinale esagitale (fig. 2 nel testo; tav. 1, figg. 3 e 4) abbiamo notato un sottile deposito calcareo sulla parte posteriore della faccia ventrale della piastra. Esso presenta, al SEM, una struttura omogenea del tipo di quella dello strato E (tav. 4, fig. 6).

DISCUSSIONE

Strutture — In *Chiton olivaceus* si osservano tre principali categorie di strutture: il tipo omogeneo

negli strati A, E, G; il tipo trabecolare nello strato C ed alla base dello strato A; il tipo lamellare incrociato negli strati B, D ed F.

La struttura di tipo omogeneo è confrontabile con la « homogeneous structure » descritta da Boggild (1930).

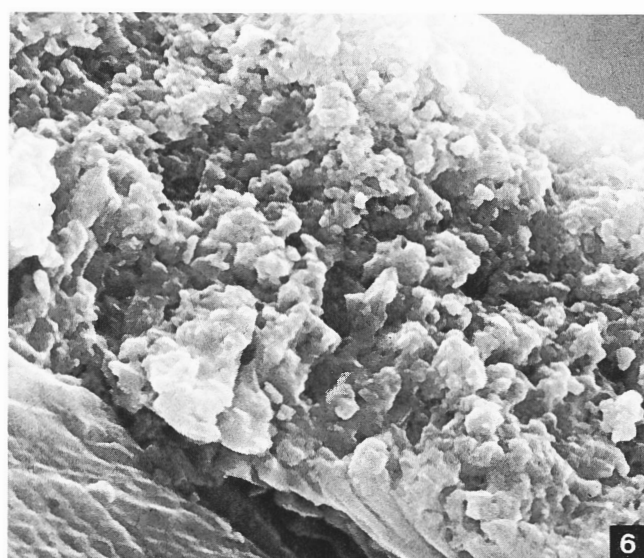
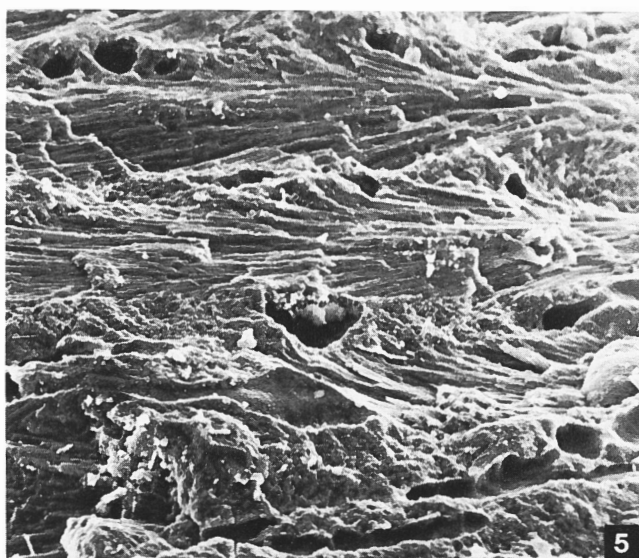
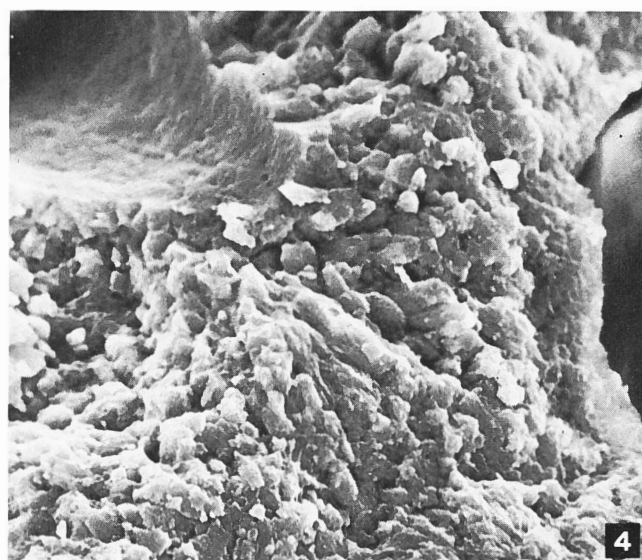
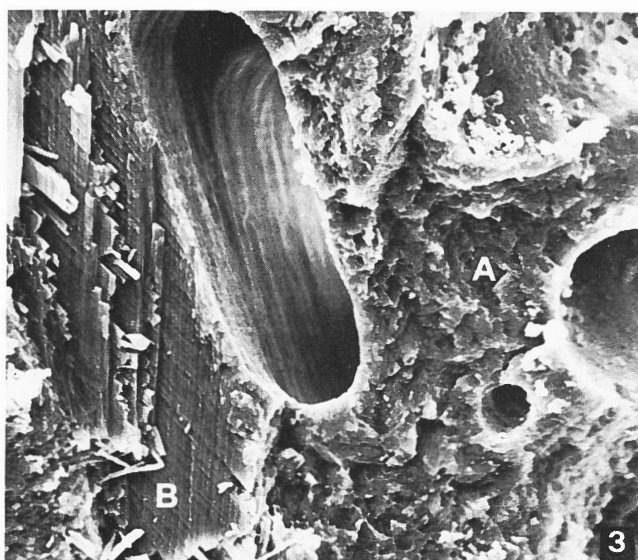
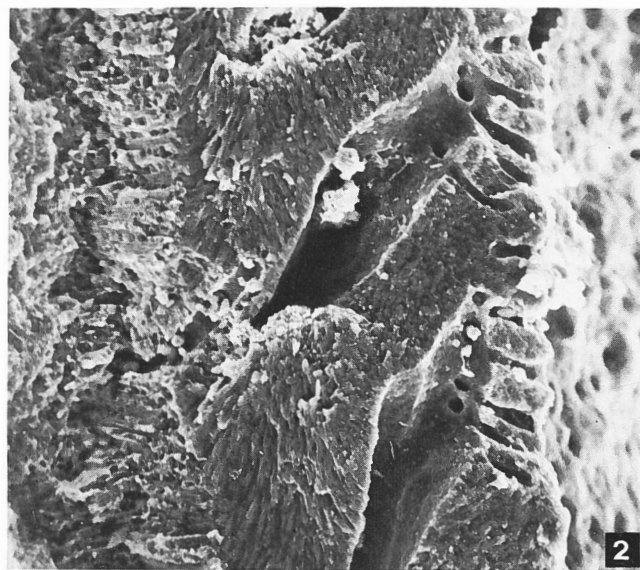
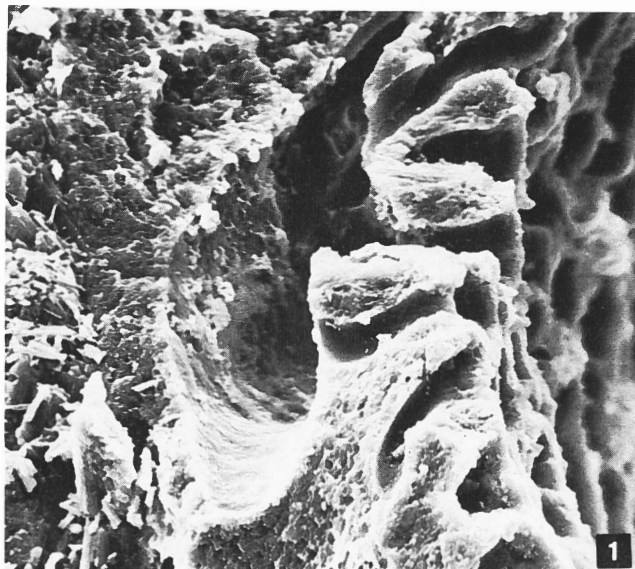
La struttura trabecolare è uno dei tipi più ordinati tra le strutture costituite da fibre cristalline allungate e riunite in ciuffi. Nel tipo trabecolare le fibre si irradiano da un asse centrale con un angolo pressoché costante e fanno assumere alle sezioni longitudinali delle trabecole il caratteristico aspetto pennato. Invece, in gruppi strutturali affini del tipo penicillato, *partial-sphaerulitic* e *water-jet* i ciuffi di fibre sono disposti più o meno casualmente ed i cristalliti si irradiano, entro l'angolo solido del ciuffo, in ogni direzione, per cui la struttura assume il tipico aspetto di un feltro.

Caratteristico della struttura trabecolare è l'aspetto spesso chiamato sferulitico che appare in sezione normale all'asse delle trabecole. Tale immagine, tuttavia, non deve far pensare ad una vera struttura

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 4

- Fig. 1 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Struttura omogenea dello strato A (*tegumentum*); pori-canali degli *aesthetes* perforano la superficie dorsale (a destra), differenziati in micro (5 μ) e macrocanali (20 μ). x 1.100.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Homogeneous structure of layer A (*tegumentum*); pores canals of *aesthetes* piercing the dorsal surface (on the right) (micropores 5 μ and macropores 20 μ). x 1,100.
- Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Struttura omogenea dello strato A (*tegumentum*); pori-canali degli *aesthetes* perforano la superficie dorsale (a destra), differenziati in micro (5 μ) e macrocanali (20 μ). x 430.
- Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Homogeneous structure of a layer A (*tegumentum*); pores canals of *aesthetes* piercing the dorsal surface on the right (micropores 5 μ and macropores 20 μ). x 430.
- Fig. 3 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Passaggio fra la struttura omogenea dello strato A e la struttura lamellare incrociata dello strato B. x 1.100.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Homogeneous structure of shell layer A and crossed lamellar structure of layer B. x 1,100.
- Fig. 4 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Particolare mostrante la struttura omogenea dello strato A (*tegumentum*) formata da elementi del diametro di 1 μ , disposti senza ordine. x 1.800.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fracture surface. Homogeneous structure of layer A (*tegumentum*) showing elements with a diameter of about 1 μ , randomly arranged. x 1,800.
- Fig. 5 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione tangenziale. Frattura fresca. Particolare della struttura trabecolare visibile alla base dello strato A (*tegumentum*). x 430.
- Intermediate valve of a living specimen. Section parallel to the surface. Fresh fracture surface. Trabecular structure visible at the base of layer A (*tegumentum*). x 430.
- Fig. 6 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Struttura omogenea del *myostracum* del muscolo trasverso (strato G). x 5.000.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fracture surface. Homogeneous structure of *myostracum musculi transversi* (layer G). x 5,000.

Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.
All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.



sferulitica, poiché la disposizione delle fibre non è sferica, ma a ciuffi allineati e quindi una sezione ortogonale all'asse di allineamento trabecolare è analoga alla sezione di una sferula.

Riteniamo che la struttura trabecolare (Ogilvie, 1896) sia confrontabile con la struttura « cligonal » descritta da Fenninger e Flajs (1974).

Il termine « trabecolare » è generalmente stato usato nella descrizione delle strutture di Celenterati e Poriferi. Per quanto riguarda i Molluschi, Boggild (1930), Taylor (1973) ed altri descrivono strutture che ci sembrano di tipo trabecolare, come una complicazione della struttura prismatica. Tuttavia, Boggild stesso e più recentemente Haas (1972), quando illustrano le strutture trabecolari dei Polyplacophora, non le assimilano alle strutture di tipo prismatico.

Noi riteniamo che sia più adeguato il termine « trabecolare » per le strutture sopra descritte, perché esso richiama più da vicino la disposizione degli elementi fondamentali della struttura, rappresentati dalle fibre cristalline di aragonite.

La struttura lamellare incrociata, più comune e di aspetto più regolare negli strati conchigliari aragonitici, consiste di aggregati di sottili cristalli (lamelle

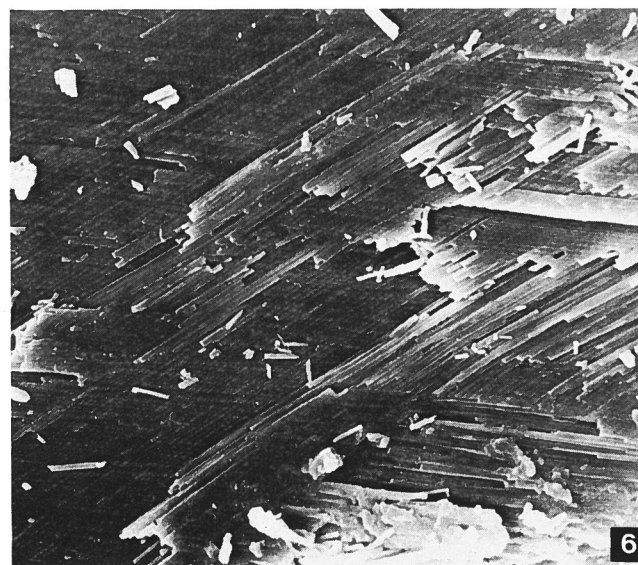
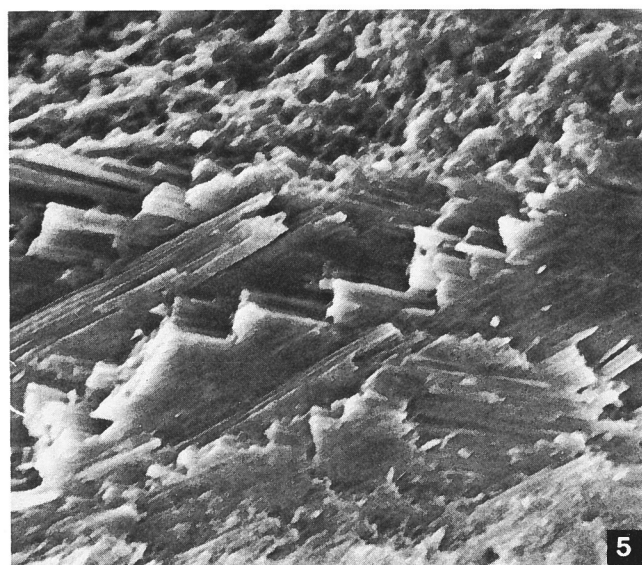
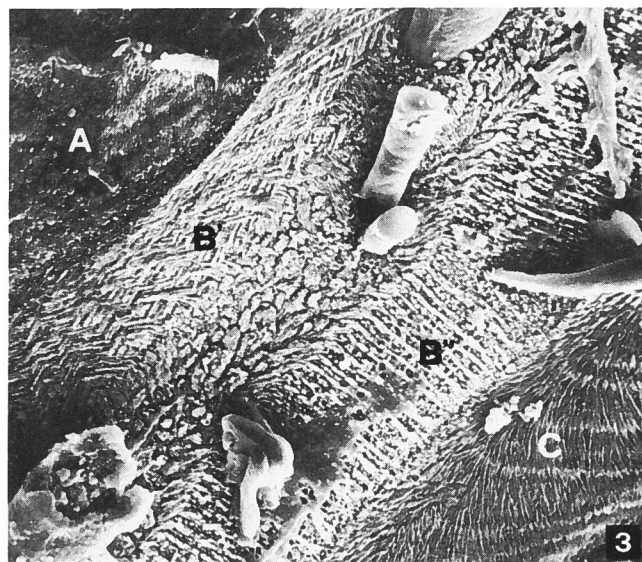
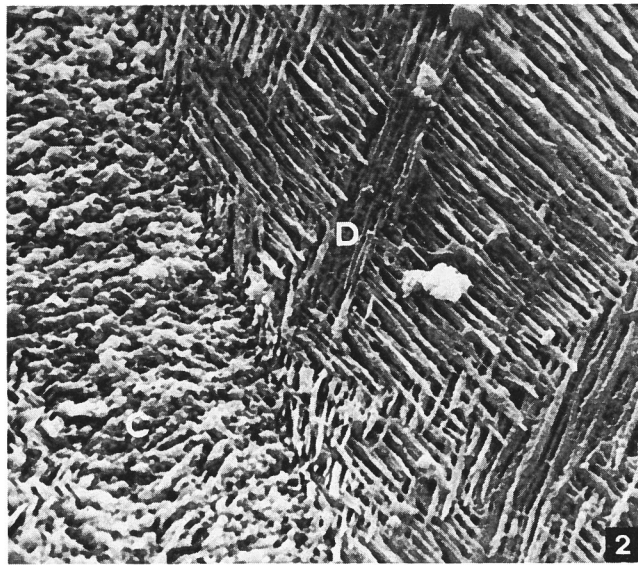
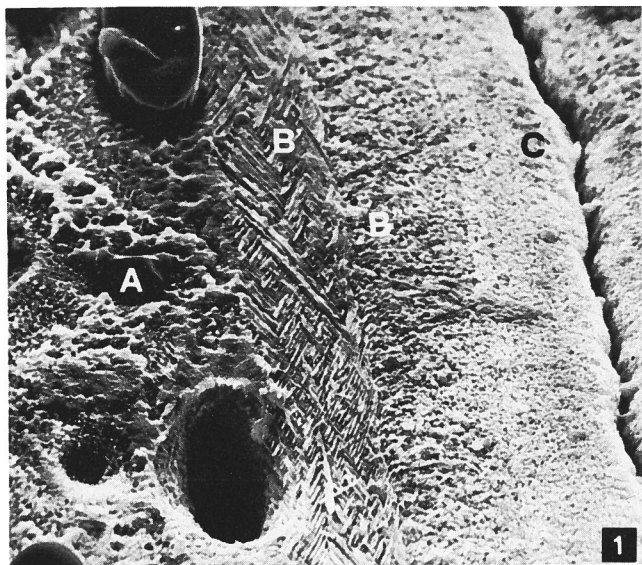
di 3° ordine) disposti, parallelamente fra loro, in strati (lamelle di 2° ordine) che sono organizzati in unità più estese (lamelle di 1° ordine) (fig. 5 nel testo). In ciascuna lamella di 1° ordine, le lamelle di 2° ordine sono giustapposte parallelamente fra loro ed inclinate in direzione opposta in lamelle adiacenti, formando la caratteristica disposizione incrociata (Cox, 1960, fig. 77; Haas, 1972, fig. 4).

Abbiamo misurato l'angolo fra le direzioni di accrescimento dei cristalli (3° ordine) appartenenti a lamelle di 1° ordine adiacenti. L'angolo medio è di circa 130° ed è simile a quello misurato, nelle medesime condizioni, da Haas (1972) che varia da 105° a 120°. Cox (1960), Mac Clintock (1967) e Taylor (1973) per la stessa struttura, ma in gasteropodi, hanno considerato l'angolo di inclinazione delle lamelle di 2° ordine che corrisponde alla metà dell'angolo supplementare di quello da noi misurato ed hanno ottenuto risultati compatibili con i nostri.

A scopo di orientazione, a ciascuna lamella di 1° ordine assegniamo, con Mac Clintock (1967), tre assi perpendicolari fra loro (fig. 5 nel testo): *l*, *w* ed *h* rispettivamente assi di lunghezza, spessore ed altezza.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 5

- Fig. 1 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione trasversale. Sezione lucida attaccata con HCl al 5%. Sono visibili gli strati A, B, C. x 900.
 - Intermediate valve of a living specimen. Transversal section. Polished section etched with 5% HCl, showing layers A, B, C. x 900.
- Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione trasversale. Sezione lucida attaccata con HCl al 5%. Strati C (*articulamentum*) e D. x 1.880.
 - Intermediate valve of a living specimen. Transversal section. Polished section etched with 5% HCl showing layers C (*articulamentum*) and D. x 1.880.
- Fig. 3 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione radiale. Sezione lucida attaccata con HCl al 5%. La struttura lamellare incrociata dello strato B è vista lungo l'asse *w* nel sottostrato superiore (B') e lungo l'asse *l* nel sottostrato inferiore (B''). Il balsamo del Canada, usato per inglobare la placca, ha riempito i canali degli *aesthetes* ed il loro modello interno è rimasto in rilievo dopo l'attacco con acido. x 620.
 - Intermediate valve of a living specimen. Radial section. Polished section etched with 5% HCl. Crossed lamellar structure of layer B seen along the *w* axis with respect to sublayer B' and the *l* axis with respect to sublayer B''. Canada balsam, used to fill the valve, also filled the *aesthetes* canals and their mould appears in relief after the etching. x 620.
- Fig. 4 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione trasversale. Frattura fresca. Struttura lamellare incrociata dello strato D, evidente sul piano di contatto fra due lamelle di 1° ordine adiacenti. L'angolo fra i cristalliti (lamelle di 3° ordine) appare di circa 130°. x 4.500.
 - Intermediate valve of a living specimen. Transversal section. Fresh fracture surface. Crossed-lamellar structure of layer D visible on the contact plane between two adjacent first order lamellae. The angle between crystallites (3th order lamellae) is about 130°. x 4,500.
- Fig. 5 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale. Frattura fresca. Struttura lamellare incrociata dello strato D vista secondo l'asse *w*. x 1.710.
 - Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Crossed-lamellar structure of layer D as seen along the *w* axis of the 1st order lamellae. x 1,710.
- Fig. 6 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Come in fig. 5. x 1.110.
 - Intermediate valve of a living specimen. Same as fig. 5. x 1,110.
- Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.
 All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.



Come fa notare lo stesso Mac Clintock (1967, p. 18), questi assi sono usati solamente per indicare l'orientazione nella struttura, senza sottintendere necessariamente una correlazione con le reali dimensioni delle lamelle e con le proprietà cristallografiche dell'aragonite.

In sezione sottile questa struttura appare, come si è visto con due tipi di immagini ottiche, a seconda della disposizione spaziale della struttura rispetto al piano di sezione. Quando il piano di sezione è circa normale all'asse l delle lamelle di 1° ordine, si ha un'immagine a bande alternativamente chiare e scure (tav. 1, fig. 4) corrispondenti allo spessore delle lamelle di 1° ordine. In questo caso, la struttura può essere confermata con il metodo descritto da Mac Clintock (1967, p. 24, fig. 27), consistente nel passare rapidamente da una parte all'altra del piano focale.

È importante notare che nelle sezioni sottili non radiali di una piastra, essendo l'accrescimento radiale, l'orientazione della struttura ruota rispetto alla direzione del piano di sezione e cambia quindi la corrispondente immagine ottica. Ciò può aver causato interpretazioni discordanti tra gli studiosi, inducendoli a considerare le strutture osservate come appartenenti a tipi più complessi di quanto in realtà non fossero. La nostra interpretazione delle immagini ottiche di questa struttura è in accordo con quella di Mac Clintock (1967).

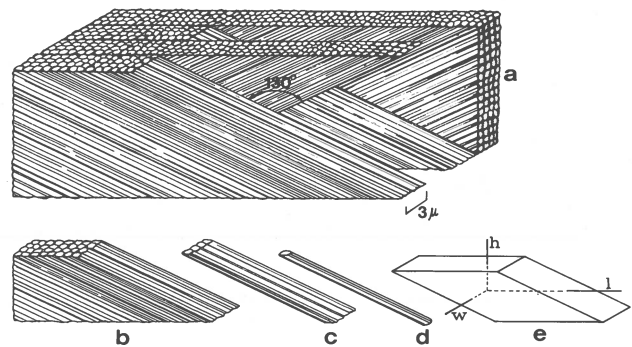


Fig. 5 - Schema della struttura lamellare incrociata in *Chiton olivaceus* Spengler.

a: Schema mostrante le relazioni fra i cristalliti organizzati in lamelle; b: lamella di primo ordine; c: lamella di secondo ordine; d: lamella di terzo ordine; e: orientazione di una lamella di primo ordine ai fini della descrizione della struttura.

— Schematical diagram of the crossed lamellar structure in *Chiton olivaceus* Spengler.

a: Block diagram showing the relationship of the aragonitic crystallites organized into lamellae; b: first-order lamella; c: second-order lamella; d: third-order lamella; e: orientation axes of one first-order lamella (l = length, w = width, b = height) for the purpose of describing the structure.

Inoltre, tale interpretazione è confermata dalle microfotografie eseguite al SEM. L'analisi comparativa di microfotografie al microscopio ottico e di

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 6

Fig. 1 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagittale. Frattura fresca. Sezione attraverso la lamina suturale, mostrante una struttura trabecolare nella parte superiore (strato C, *articulamentum*) e lamellare incrociata in quella inferiore (strato D, *myostracum palleale*). x 470.

- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Section across sutural plane showing a trabecular structure in the upper part (layer C, *articulamentum*) and crossed-lamellar structure in the lower part (layer D, *myostracum palleale*). x 470.

Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale sagittale. Sezione lucida attaccata con HCl al 5% di un trave iugale (t) avente struttura trabecolare. x 1.160.

- Intermediate valve of a living specimen. Sagittal section. Polished section etched with 5% HCl. Section of a jugal joist (t), showing a trabecular structure. x 1,160.

Fig. 3 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale esagittale. Frattura fresca. Particolare dello strato C (*articulamentum*) mostrante la struttura trabecolare. x 860.

- Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Detail of layer C (*articulamentum*) showing a trabecular structure. x 860.

Fig. 4 - Ingrandimento della fig. 2. x 2.360.

- Enlargement of fig. 2. x 2,360.

Fig. 5 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale esagittale. Frattura fresca. Sezione attraverso le lamelle ctenidiali aventi struttura trabecolare. x 430.

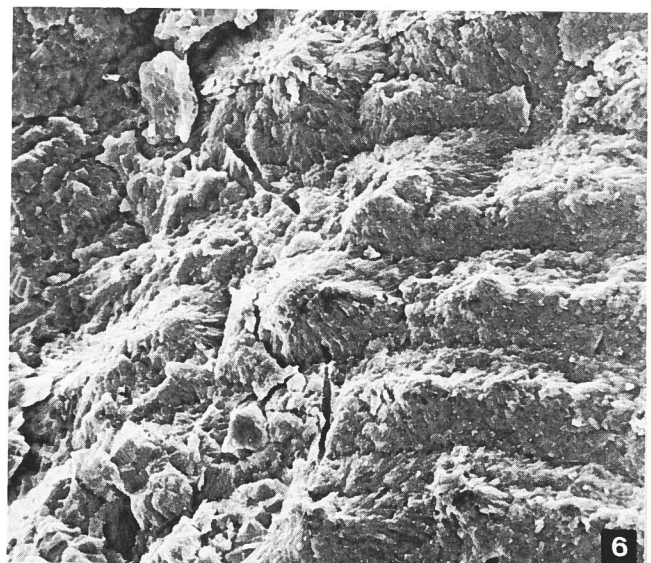
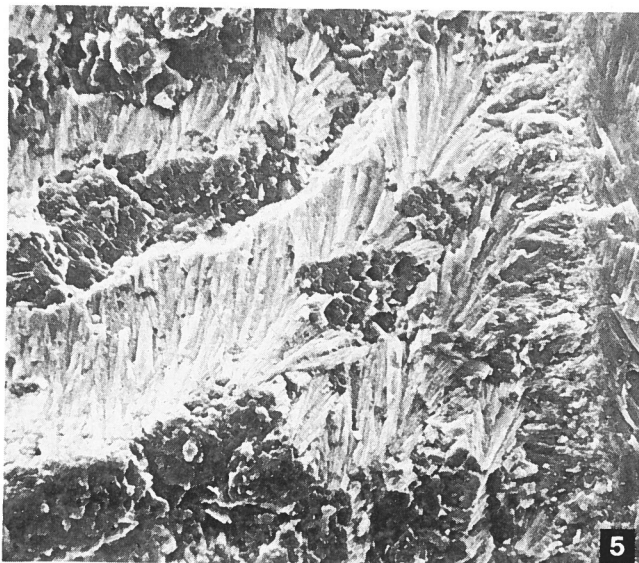
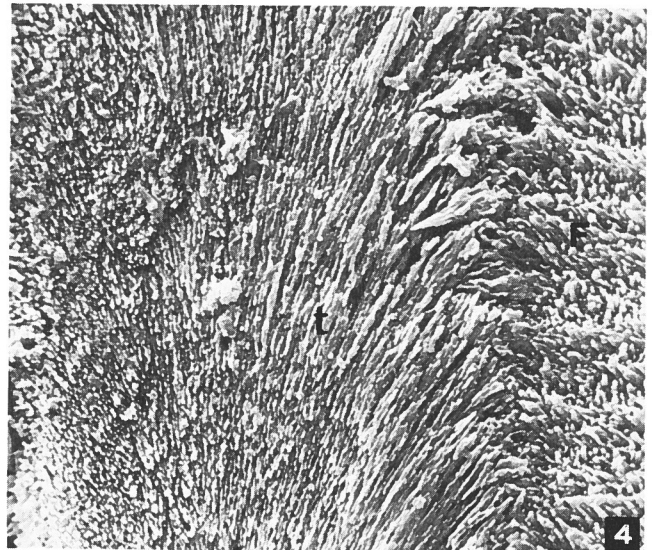
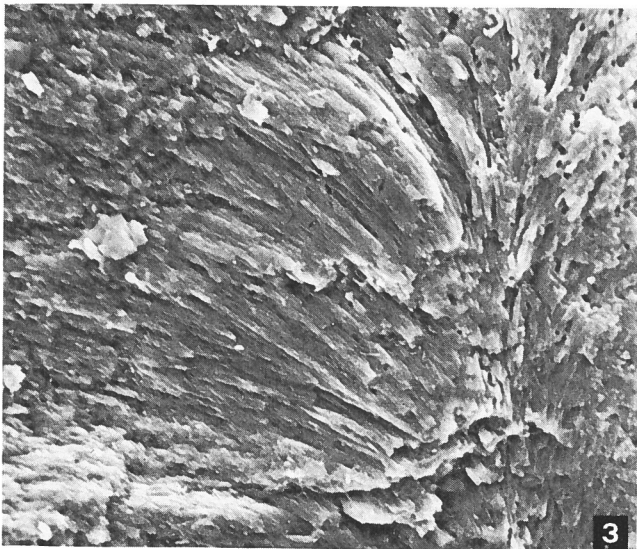
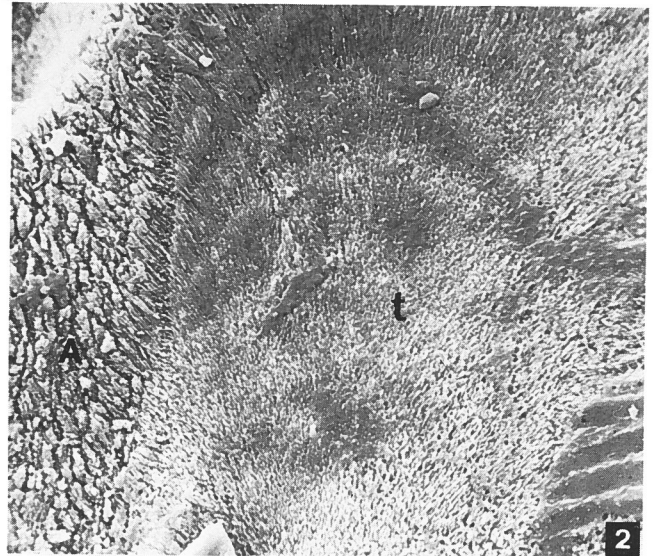
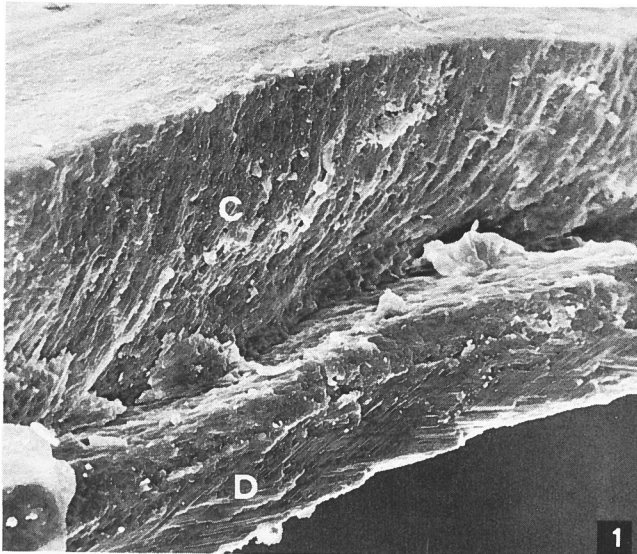
- Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Section across ctenidial lamellae showing a trabecular structure. x 430.

Fig. 6 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Come fig. 5. x 470.

- Intermediate valve of a living specimen. Same as fig. 5. x 470.

Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.

All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.



corrispondenti microfotografie a scansione ha facilitato l'adozione di un modello spaziale adeguato della struttura, spiegando il viraggio dell'immagine ottica a seconda della direzione del piano di sezione.

Interpretazione degli strati conchigliari — Lo strato A corrisponde al *tegumentum* degli Autori (Bergenhayn, 1930). Haas (1972) ha osservato che questo strato ha una struttura più semplice in *Chiton olivaceus* di quella dei *Lepidopleurus* primitivi.

Lo strato B, nel cui spessore si notano i canali orizzontali già descritti da Gray (1848), corrisponde allo strato *b* di Boggild (1930). Esso si salda con lo strato D — coincidente almeno in parte con lo strato *d* di Boggild — lungo il bordo latero-pleurale posteriore e lungo il confine tra area pleurale e iugale, cosicché si può parlare di un unico strato B+D che manca nella zona iugale e che tappezza dorsalmente, posteriormente e ventralmente lo strato C. La presenza dello strato B+D è costantemente collegata con quella dello strato C.

Lo strato B corrisponde al *mesostracum* di Bergenhayn (1930). Esso sarebbe, secondo quest'autore, presente soltanto nelle forme più evolute di Polyplacophora e farebbe parte del sottostante strato detto *hypostracum*. Tale ipotesi poteva basarsi sul fatto che i due strati hanno analoga struttura.

Il complesso B+D è qui interpretato come *myo-*

stracum palleanale. Infatti, esso è presente nel punto d'inserzione del mantello lungo il solco che si insinua fra gli strati A e C (figg. 2 e 4 nel testo; Fischer-Piette & Franc, 1960, p. 1710; Haas, 1972) ed inoltre tappezza i pori-canali allineati lungo il solco radiale ove, evidentemente, si insinuano proiezioni del mantello ad anche fra una lamella ctenidiale e l'altra del dente della lamina d'inserzione (tav. 1, fig. 6).

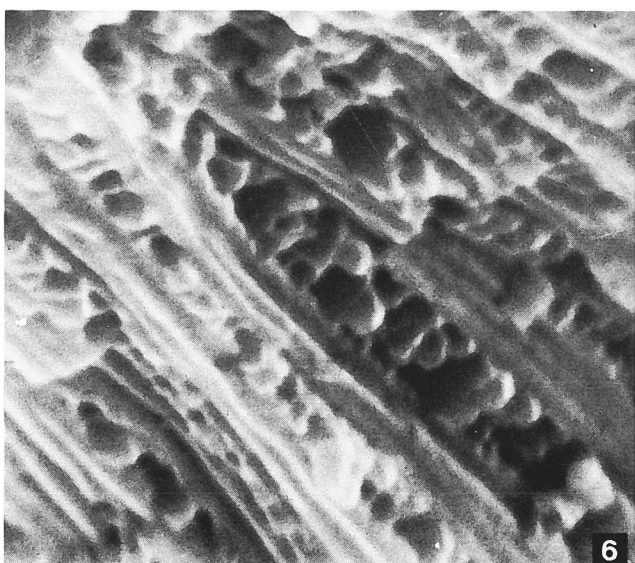
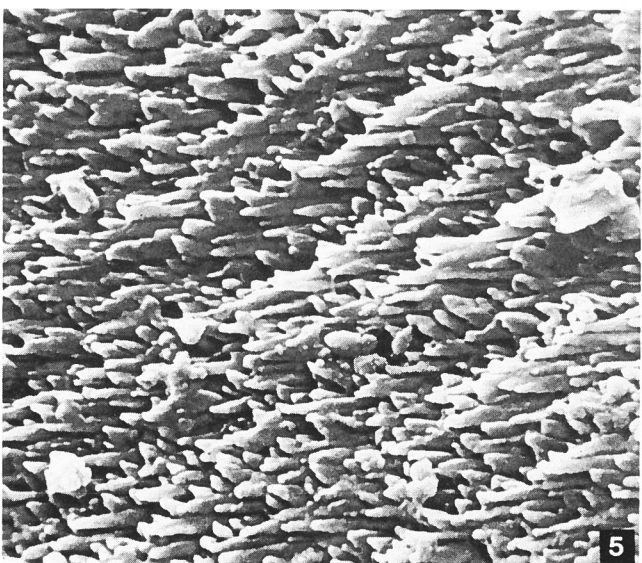
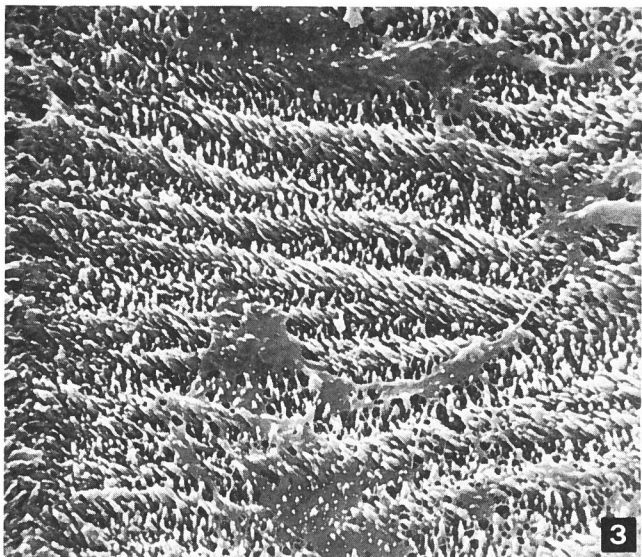
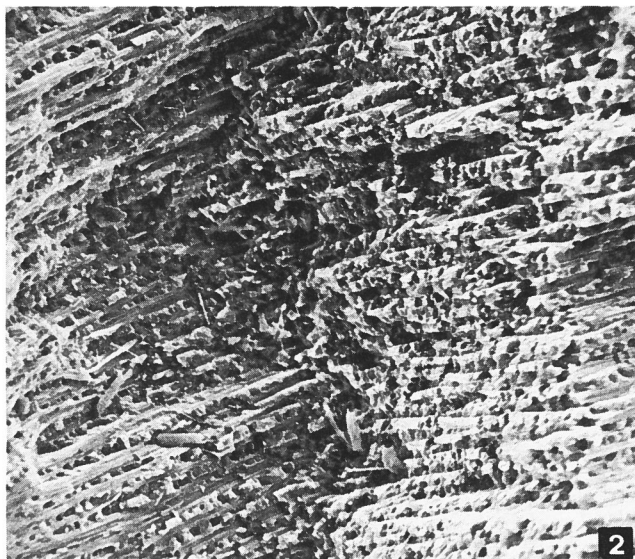
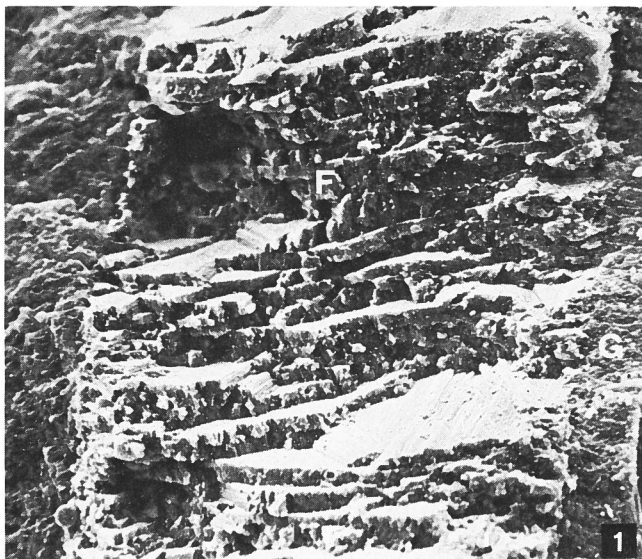
Si fa notare che la struttura lamellare incrociata di questo strato non trova riscontro, per quanto ci è dato sapere, nella struttura del *myostracum* degli altri molluschi. Questa osservazione ci sembra da porre in relazione con la filogenesi delle classi appartenenti al phylum Mollusca.

Lo strato C è equivalente all'*articulamentum* degli altri Autori (Bergenhayn, 1930) ed allo strato *c* di Boggild (1930). È lo strato più caratteristico della classe dei Polyplacophora. Nella specie qui studiata esso appare esteso su tutta la piastra, se si considerano appartenenti a questo strato anche i travi iugali (fig. 3 nel testo). Ma, mentre lo strato B+D avvolge l'*articulamentum* nella zona latero-pleurale, lo stesso strato B+D manca nella zona iugale ed i travi sono invece abbracciati da sostanza tegumentale. Ciò potrebbe indurre a pensare che i travi iugali, anche in base all'immagine della loro struttura (tav. 1, fig.

SPIEGAZIONE DELLA TAVOLA 7

- Fig. 1 - Piastra anteriore di un esemplare attuale. Sezione radiale: particolare della sezione di fig. 2, tav. 3. Frattura fresca. Struttura lamellare incrociata dello strato F; a destra è visibile il *myostracum* muscolare (G). x 560.
- Anterior valve of a living specimen. Radial section: detail of fig. 2, pl. 3. Fresh fracture surface. Crossed-lamellar structure of layer F; at right side the muscular *myostracum* are visible. x 560.
- Fig. 2 - Piastra intermedia di un esemplare fossile. Sezione longitudinale esagitale; particolare della fig. 2, tav. 2. Frattura fresca. Struttura lamellare incrociata dello strato F vista su due piani di frattura ortogonali. x 430.
- Intermediate valve of a fossil specimen. Exsagittal section: detail of fig. 2, Pl. 2. Fresh fracture surface. Crossed-lamellar structure of layer F visible on two perpendicular planes. x 430.
- Fig. 3 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale sagittale. Sezione lucida attaccata con HCl al 5%. Struttura lamellare incrociata dello strato F: sono visibili i cristalliti di aragonite organizzati in lamelle di 1° ordine con andamento dendritiforme. x 2.360.
- Intermediate valve of a living specimen. Sagittal section. Polished section etched with 5% HCl. Crossed lamellar structure of layer F. Aragonitic crystallites organized into first order lamellae, showing a dendritic pattern, are visible. x 2,360.
- Fig. 4 - Piastra intermedia di un esemplare attuale. Sezione longitudinale esagitale. Frattura fresca. Struttura lamellare incrociata dello strato F: sono visibili i cristalliti di aragonite organizzati in lamelle di 1° ordine, di cui si può misurare lo spessore di circa 3 µ. x 1.890.
- Intermediate valve of a living specimen. Exsagittal section. Fresh fracture surface. Crossed lamellar structure of layer F. Aragonitic crystallites organized into first-order lamellae are visible; thickness of lamellae is about 3 µ. x 1,890.
- Fig. 5 - Particolare della fig. 3. x 6.000.
- Detail of fig. 3. x 6,000.
- Fig. 6 - Particolare della fig. 4. x 9.430.
- Detail of fig. 4. x 9,430.

Tutte le microfotografie sono state eseguite al SEM, Cambridge Mark II A.
All micrographs taken with the SEM, Cambridge Mark II A.



1; tav. 6, figg. 2 e 4), possano appartenere al sottostrato a struttura trabecolare che abbiamo osservato alla base del *tegumentum*.

Lo strato C si forma soltanto a livello del ripiegamento palleale. Il fondo delle tasche epiteliali, ove si sviluppano le lamine articolamentari, funziona come un centro di crescita tipico dei Polyplacophora, provocando una disposizione delle cellule generatrici in due direzioni opposte che origina la struttura osservata (Fischer-Piette & Franc, 1960).

Lo strato E non trova riscontro nelle descrizioni della architettura e struttura dei Polyplacophora.

Avendolo osservato solamente in sezioni passanti per le zone centrali di ciascuna delle due parti simmetriche delle piastre, abbiamo ritenuto che fosse poco esteso e localizzato soltanto nella zona d'inserzione dei muscoli obliqui e latero-pedali. A conferma della natura miostracale di questo strato vi è la sua struttura simile a quella dello strato G individuato in corrispondenza dell'inserzione del muscolo trasverso. Tuttavia, potrebbe trarre in inganno la sua estensione relativamente grande osservata nella sezione illustrata nella fig. 2 nel testo e nella fig. 1 di tav. 2. L'interpretazione della struttura di questo strato ha presentato notevoli difficoltà. Infatti, in sezione sottile, l'immagine della struttura, pur essendo simile a quella a maglie rombiche del contiguo strato F, con cui si può confondere, non muta al cambiamento della direzione della sezione.

Lo studio al SEM, pur non avendo del tutto chiarito la formazione dell'immagine ottica a linee ortogonali, ha permesso di riconoscere la fine struttura di tipo omogeneo.

La strato F corrisponde allo strato *e* di Boggild (1930). Gli Autori lo includevano nell'*hypostracum*. Bergenhayn (1930) distingueva, in base all'origine, un *hypostracum tegmentale* ed un *hypostracum articulamentare*. Haas (1972) parla di *P.-hypostracum*, cioè *hypostracum* dei Polyplacophora, non ritenendolo omologo con quello degli altri Molluschi.

Lo strato G, deposito del muscolo trasverso, è stato descritto anche da Haas (1972) per *Chiton articulatus* Carpenter. L'Autore però gli attribuisce una struttura prismatica, mentre noi abbiamo osservato una struttura omogenea.

CONCLUSIONI

1) L'analisi strutturale delle piastre esaminate ha permesso di riconoscere tre tipi di struttura: omogenea, trabecolare, lamellare incrociata. Tali strutture sono già state precedentemente individuate comunemente nei Molluschi, anche se non sono sempre state chiamate con gli stessi termini. In particolare, il ter-

mine « trabecolare », caratteristico della struttura di alcuni gruppi animali inferiori (ad es. Celenterati, ecc. . .), è stato qui usato per la prima volta relativamente ai Molluschi per descrivere una struttura che la maggior parte degli Autori definivano di tipo « prismatico » seguendo Boggild (1930). Alcuni Autori (Bergenhayn, Haas, Mutvei, ecc.) tuttavia, parlavano già di struttura di tipo « pennato » o di tipo « sferulitico », individuando, come noi, l'elemento base della struttura nella fibra cristallina.

2) Le piastre di *Chiton olivaceus* sono composte di sette strati più o meno continui ed estesi, tra i quali sono individuabili il *tegumentum* (strato A), l'*articulamentum* (strato C), il *mesostracum* (strato B e parte di D) e l'*hypostracum* (strato F).

Gli strati B e D sono stati da noi considerati come *myostracum palleale*. I depositi E e G sono stati considerati come *myostraca* riferibili ad altri tipi di muscolatura.

3) L'architettura (numero e disposizione degli strati), la struttura (abito ed organizzazione degli elementi cristallini), la composizione mineralogica (aragonite), oltre alla morfologia (Laghi, 1977), sono perfettamente corrispondenti in *Chiton miocenicus*, fossile, ed in *Chiton olivaceus*, vivente. Da ciò segue che *Chiton miocenicus* Michelotti, 1847, è da considerare sinonimo più recente di *Chiton olivaceus* Spengler, 1797.

4) Questo studio, ricostruendo dettagliatamente l'architettura e la struttura di una specie in cui sono rappresentate e sviluppate tutte le strutture ed i caratteri architettonici tipici del gruppo dei Polyplacophora, ci sembra aprire la possibilità di verificare delle omologie fra gli strati conchigliari dei Polyplacophora e quelle degli altri Molluschi sulla base della struttura e della posizione del *myostracum palleale*. Ci proponiamo di affrontare questo problema, tuttora insoluto, in un prossimo lavoro. Ciò permetterà poi un confronto, su base morfo-funzionale, con le strutture osservabili negli altri Molluschi per effettuare analisi di processi evolutivi non basate unicamente su parametri morfologici soggettivi. Infatti, a differenza della morfologia, la struttura, per la sua geometria semplice e perciò facilmente quantizzabile, è relativamente slegata da interpretazioni soggettive ed è indipendente da fenomeni di convergenza di forma dovuti al modo di vita degli organismi.

BIBLIOGRAFIA

- BALUK, W., 1965, Chitons from the Tortonian of the Novy Sacz Depression (Poland): Acta Palaeontol. Polonica, vol. 10, n. 3, pp. 365-378, 1 Pl., figg. 1-11, Warszawa.
—, 1971, Lower Tortonian chitons from the Korytnica clays,

- southern slopes of the Holy Cross Mts: *Acta Geol. Polonica*, vol. 21, n. 3, pp. 449-472, 6 Pls., 69 figs., Warszawa.
- BARKER, R. M., Microtextural variation in pelecypod shells: *Malacologia*, vol. 2, pp. 69-86, Philadelphia.
- BATHURST, R. G. C., 1964, The replacement of aragonite by calcite in the molluscan shell wall. In: Imbrie, J. & Newell, N. D., *Approche to Paleocology*, pp. 357-376, J. Wiley & Sons, New York.
- , 1971, Carbonate sediments and their diagenesis: *Development in Sedimentology*, vol. 12, 595 pp., Elsevier, Amsterdam.
- BATTEN, R. L. & DUMONT, M. P., 1976, Shell ultrastructure of the Atlantidae (Heteropoda, Mesogastropoda) *Oxygyrus* and *Protatlanta*, with comments on *Atlanta inclinata*: *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, vol. 157, Art. 4, pp. 265-310, 60 figs., New York.
- BERGENHAYN, J. R. M., 1930, Kurze Bemerkungen zur Kenntnis der Schalenstruktur und Systematik der Loricaten: *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, vol. 9, n. 3, 54 pp., 10 Pls., Stockholm.
- BRYAN, W. H. & HILL, D., 1941, Sphaerulitic Crystallisation as a Mechanism of Skeletal Growth in the Hexacorals: *Proc. Roy. Soc. Queensland*, vol. 52, n. 9, pp. 78-91, Brisbane.
- BOGGILD, O. B., 1930, The shell structure of the molluscs: *Mém. Acad. Roy. Sci. Lett. Danemark, Sect. Sci.*, 19th Ser., vol. 2, pp. 233-326, 15 Pls., Copenhagen.
- COX, L. R., 1960, Morphology of Hard Parts. In: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part I (Mollusca 1), pp. 1106-1135, 16 figs., Lawrence.
- , 1960, General features of Bivalvia. In: R. C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N (Mollusca 6, Bivalvia), pp. N73-N78, figg. 62, Lawrence.
- CRENSHAW, M. A., RISTEDT, H., 1975, Histochemical and Structural Study of Nautiloid Septal Nacre: *Biom mineralisation Forsch. ber.*, vol. 8, pp. 1-8, 3 Pls., Stuttgart.
- DIECI, G., RUSSO, A., RUSSO, F., 1974, Nota preliminare sulla microstruttura di spugne aragonitiche del Trias medio-superiore: *Boll. Soc. Paleont. It.*, vol. 13, n. 1-2, pp. 99-107, tavv. 32-37, Modena.
- , 1974, Revisione del genere *Leiospongia* d'Orbigny (Sclerospongia triassica): *Boll. Soc. Paleont. It.*, vol. 13, n. 1-2, pp. 135-146, tavv. 51-53, Modena.
- , MARCHI, M. S., 1977, Occurrence of Spicules in Triassic Chaetetids and Ceratoporellids: *Boll. Soc. Paleont. It.*, vol. 16, pp. 229-238, Pls. 1-3, Modena.
- DODERLEIN, P., 1862, Cenni geologici intorno alla giacitura dei terreni miocenici superiori dell'Italia centrale: *Atti del X Congresso degli Scienziati Italiani*, Siena.
- FENNINGER, A. & FLAJS, G., 1974, Zur Mikrostruktur rezenter und fossiler Hydrozoa: *Biom mineralisation Forsch. ber.*, Bd. 7, pp. 69-99, 10 Taf., 4 Abb., Stuttgart.
- FISCHER-PIETTE, E. & FRANC, A., 1960, Class des Polyplacophores. In: P. Grassé (Ed.), *Traité de Zoologie*, Tome 5, fasc. 2, Masson et Cie, Paris.
- HAAAS, W., 1972, Untersuchungen über die Mikro- und Ultrastruktur der Polyplacoporen-Schale: *Biom mineralisation Forsch. ber.*, Bd. 5, 52 pp., 18 Taf., 6 Abb., Stuttgart.
- HYMAN, L. H., 1967, Class Polyplacophora. In: *Mc Graw-Hill series in the Invertebrates*, vol. 6, Mollusca 1, pp. 70-142, New York.
- KATO, M., 1963, Fine skeletal structures in the Rugosa: *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV*, vol. 11, pp. 571-630, Sapporo.
- LAGHI, G. F., 1977, Polyplacophora (Mollusca) neogenici dell'Appennino settentrionale: *Boll. Soc. Paleont. It.*, vol. 16, n. 1, pp. 87-115, 4 tavv., 3 fig. testo, 1 tab., Modena.
- MARINESCU, J., 1964, Rappresentanti ai clasei Amphineura in miocenul din Oltenia: *Dări de Seamă ale Ședimențelor*, vol. L/1 (1962-1963), parte 1-a, București.
- MAC CLINTOCK, C., 1963, Reclassification on Gastropod *Proscutum* Fischer based on muscle scars and shell structure: *J. Paleont.*, vol. 37, n. 1, pp. 140-155, 1 Pl., 31 figs.-text, 4 tab.
- , 1967, Shell structure of Patelloid and Bellerophonitid Gastropods (Mollusca): *Bull. 22, Yale Univ.*, 140 pp., 32 Pls., New Haven.
- MUTVEI, H., 1972, Ultrastructural studies on Cephalopod shells: *Bull. Geol. Instit. Univ. Uppsala, New Series*, vol. 3, Publ. n. 121, fasc. 8 (Part I), pp. 237-261, 26 Pls., 11 figs.-text; fasc. 9 (Part II), pp. 263-272, 10 Pls., 1 fig.-text., Uppsala.
- OBERLING, J. J., 1964, Observations on some structural features of the pelecypod shell: *Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern*, pp. 56, 6 Pls., 3 figs., Bern.
- OGILVIE, M. M., 1896, Microscopic and sistematic study of madreporarian types of corals: *Roy. Soc. London Philos. Trans.*, vol. 187 B, pp. 83-345, fig. 1-75, London.
- STANCU, J., ANDREESCU, E., 1968, Fauna tortoniana din regiunea Rugi-Delnești (Bazinul Caransebesului): *St. și cerc. geol., geof., geogr., Seria geologie*, t. 13, nr. 2, pp. 455-471, București.
- ŠULC, J., 1934, Studien über die fossilen Chitonen. 1. Die fossilen Chitonen im Neogen des wiener Beckens und der angrenzenden Gebiete: *Ann. Naturhyst. Mus.*, Bd. 47, pp. 1-31, Pls. 1-2, Wien.
- TAYLOR, J. D., 1973, The structural evolution of the Bivalve shell: *Paleontology*, vol. 16, Part 3, pp. 519-534, Pl. 60, 5 figs.-text., London.
- , & LAYMANN, M., 1972, The mechanical properties of Bivalve (Mollusca) shell structures: *Paleontology*, vol. 15, Part 1, pp. 73-87, London.
- ZISCHKE, J. A. & WATABE, K., 1970, Studies of shell formation: measurements of growth in the Gastropod *Amphipullarius glaucus*: *Malacologia*, vol. 10, fasc. 2, pp. 423-439, Philadelphia.
- WISE, S. W., 1969, Study of Molluscan shell ultrastructures. In: *Scanning Electron Microscope Proc. Second Annual SEM Symposium IIT Research Institute, Chicago, Illinois*, 60616, USA, April 1969, pp. 205-216, 23 figs.
- , 1970, Shell ultrastructure of the taxodont pelecypod *Anadara mutabilis* (Röding): *Eclog. geol. Helv.*, vol. 64, pp. 1-12, Basel.
- , Jr. & HAY, W. W., 1968, Scanning Electron Microscopy of Molluscan shell ultrastructures, I. Techniques for polished and etched sections, II. Observation on growth surfaces: Reprinted from *trans. Amer. Microsc. Soc.*, vol. 87, fasc. 4, pp. 411-418, 419-430.